— СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫЕ НАУКИ —

УДК 575.22:631.52:636.03 DOI:10.35330/1991-6639-2020-4-96-40-48

ЦИТОПЛАЗМАТИЧЕСКАЯ МУЖСКАЯ СТЕРИЛЬНОСТЬ. ГЕНЫ-ВОССТАНОВИТЕЛИ У КУКУРУЗЫ

К.Р. КАНУКОВА 1 , З.И. БОГОТОВА 1,2 , И.Х. ГАЗАЕВ 1 , С.П. АППАЕВ 1

¹ФГБНУ «Федеральный научный центр «Кабардино-Балкарский научный центр Российской академии наук» 360002, КБР, г. Нальчик, ул. Балкарова, 2

Е-mail: kbncran@mail.ru

²ФГБОУ ВО «Кабардино-Балкарский государственный университет им. Х.М. Бербекова» 360004, КБР, г. Нальчик, ул. Чернышевского, 173

Е-mail: yka@kbsu.ru

Цитоплазматическое мужское бесплодие (стерильность) является распространенным явлением у высших растений и характеризуется материнским наследованием, бесплодием пыльцы и нормальным развитием пестика. ЦМС широко используется для производства гибридных семян кукурузы. Однако генетические механизмы, лежащие в основе восстановления фертильности, очень сложны.

Данный обзор посвящён изучению и практическому применению признака цитоплазматической мужской стерильности в селекции и семеноводстве гибридных семян кукурузы. Обобщены научные материалы и исследования по истории открытия и происхождения явления ЦМС у высших растений. Описаны механизмы восстановления фертильности ЦМС типов Т, М и С. Показана восприимчивость гибридов кукурузы к южному гельминтоспориозу в зависимости от типа ЦМС. Указана целесообразность применения и практическая значимость ЦМС-системы в селекции и семеноводстве у кукурузы. Представлены ценные геномные ресурсы для понимания молекулярного механизма, лежащего в основе восстановления фертильности типов ЦМС.

Ключевые слова: цитоплазматическая мужская стерильность, типы ЦМС, генывосстановители фертильности, стерильность, гибриды, кукуруза.

Прогресс в семеноведении гибридов растений способствовал улучшению качества и количества сельскохозяйственных культур. Методики гибридизации позволяют получать растения с необходимыми фенотипическими и генотипическими признаками посредством комбинирования желаемых характеристик, а именно: устойчивость к болезням, вредителям, засухе и т.д. Процесс гибридизации осуществляется путем переноса пыльцы из мужского родительского растения в материнское, в результате чего и получается гибрид.

Различают растения, способные к самоопылению (когда пыльца из одного растения попадает на цветок того же растения) и перекрестному опылению (когда пыльца одного растения переносится на цветок другого растения). Так, Zea mays (кукуруза) обладает способностями самоопыления и перекрестного опыления, так как у неё есть и мужские, и женские цветки. Естественный процесс опыления кукурузы осуществляется путем переноса пыльцы из метелки в рыльца, находящиеся наверху зарождающихся початков.

Гибриды кукурузы получают на основе мужской стерильности, при скрещивании пар инбредных линий, имеющих различные взаимодополняющие признаки. Полученное потомство обозначают F_1 - гибрид первого поколения, которое по своим характеристикам в значительной степени превосходит родительские формы (явление гетерозиса, рис. 1).

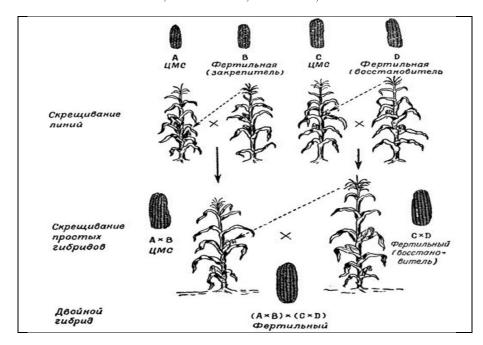


Рис. 1. Явление гетерозиса

Открытие и использование цитоплазматической мужской стерильности позволило решить проблему перевода селекции и семеноводства гибридных семян кукурузы на промышленную основу.

Впервые ЦМС обнаружил английский ученый С. Correns в 1904 г. у чабера душистого (лат. Satureja hortensis). Он утверждал, что у растений имеется несколько генетических систем, которые обеспечивают передачу признаков по наследству. Первооткрывателями ЦМС у кукурузы являются советский ученый М.И. Хаджинов, обнаруживший этот признак у образцов растений кремнистой кукурузы из Азербайджана в 1929 г., и ученый-селекционер М.М. Rhoades в США [1].

В последнее время ЦМС получило большую популярность и практическое применение у селекционеров, генетиков, биохимиков благодаря возможности максимального использования явления гетерозиса в производстве гибридов сельскохозяйственных культур.

В.С. Сотченко (2012 г.) в своих научных трудах писал, что для получения гибридных растений нужно закладывать участки гибридизации путём высевания их родительских форм на фертильной основе [2]. Что является весьма трудоемким процессом. Так появилась необходимость перевода гибридов на стерильную основу, следствием чего является снижение затрат. Таким образом, крупное промышленное семеноводство РФ не является целесообразным без применения явления ЦМС.

Цитоплазматическая мужская стерильность (ЦМС) — это свойство растений, обусловленное неспособностью производить жизнеспособную пыльцу.

ЦМС является популярным признаком в генах, восстанавливающим фертильность растений, тем самым позволяет реабилитировать фертильность линий. Системы ЦМС в с.-х. культурах были использованы с целью полной реализации явления гетерозиса [3]. На сегодняшний день многие гены-реставраторы у разных видов были идентифицированы и охарактеризованы [4], и эта информация в значительной мере улучшила наши знания о генетических основах восстановления мужской стерильности и фертильности и ускорила использование мужской стерильности растений на практике в селекции и семеноводстве гибридных растений.

Существует два типа мужской стерильности:

1. Генная мужская стерильность (ядерная), определяющаяся ядерными генами, – наследуется соответственно законам Менделя.

ЦИТОПЛАЗМАТИЧЕСКАЯ МУЖСКАЯ СТЕРИЛЬНОСТЬ. ГЕНЫ-ВОССТАНОВИТЕЛИ У КУКУРУЗЫ

2. Цитоплазматическая мужская стерильность, определяющаяся мутацией мтДНК, – передается только по материнской линии.

По некоторым данным, цитоплазматическая мужская стерильность найдена у более чем 30 видов растений. Зарегистрировано более 130 разных источников ЦМС [5]. У большинства видов высших растений ЦМС получена экспериментальным путём посредством перемещения генома одного вида в цитоплазму другого. Из работ М.И. Хаджинова (1962 г.) и D.N. Duvick (1965 г.) следует, что основным источником ЦМС у кукурузы являются свободноопыляемые местные сорта [6, 7].

J.R. Edwardson результаты своих научных работ по исследованию возникновения ЦМС у гибридных растений распределил по следующим группам: межродовая, межвидовая и внутривидовая гибридизация; спонтанное появление среди отдельных сортов-популяций [8].

В результате ряда научных исследований получено около 40 источников СМS, которые впоследствии были разделены на 3 группы, соответствующие типам восстановления фертильности у кукурузы (рис. 2) [1].



Рис. 2. Типы цитоплазматической мужской стерильности: T, M (или S), C

Техасский (Т) тип стерильности был найден американским селекционером Д. Роджерсом в 1944 г. [6]. Из первых научных работ по восстановлению фертильности в техасской цитоплазме было видно, что процесс восстановления фертильности осуществляется одним геном Rf1 [9, 10, 8]. Однако позже из подробных изучений D.N. Duvick (1956), М.И. Хаджинова (1959), В.А Гонтаровского. (1971) и других следовало, что восстановление фертильности ЦМС Т-типа осуществляется с помощью двух доминантных комплементарных генов Rf1 и Rf2, которые расположены на хромосомах 3 и 9 соответственно и являются гомозиготными [1, 11, 12, 13]. Из работ D.N. Duvick и J.В. Вескеtt следует, что одного гена-модификатора недостаточно для полного восстановления фертильности при ЦМС Т-типа, необходимо два или более генов-восстановителей [7, 14]. Однако, как описывается в трудах D.N. Duvick, после вспышки болезни южного гельминтоспориоза (Helminthosporium maidis) в 1970 г. в США и других странах отказались от использования ЦМС Т-типа, так как растения с Т-цитоплазмой оказались особенно восприимчивыми к этой болезни, что привело к большим потерям урожая зерна [15].

Также разные источники свидетельствуют, что в СССР тоже были обнаружены случаи вспышки Helminthosporium maidis в Краснодарском и Ставропольском краях, в Ростов-

ской области, в Кабардино-Балкарии, Северной Осетии и т.д. [1]. Вследствие чего в 1990 г. в России было запрещено вести гибридное семеноводство на основе ЦМС Т-типа.

После проведения исследований Е. Nagy и др. была выявлена групповая устойчивость к таким болезням, как южный гельминтоспориоз, стеблевая гниль и фузариоз початков у некоторых линий на основе различных стерильных цитоплазм [16].

Из научных трудов М.И. Хаджинова (1962), Г.С. Галеева (1964), Э.И. Вахрушевой (1984), Ј.G. Висhert (1961) видно, что для восстановления фертильности ЦМС М-типа (или S) необходим всего лишь один доминантный аллель Rf3, картированный на второй хромосоме [1, 17].

Однако мужское бесплодие ЦМС-М (S) нестабильно по сравнению с двумя другими цитоплазмами, и этот недостаток ограничивает его применение в сельском хозяйстве [18].

В.А. Гонтаровский утверждал, что ген-восстановитель Rf3 не всегда является доминантным геном [19]. Зачастую он носит рецессивный характер, о чем свидетельствует недостаточность уровня фертильности гетерозигот, что является следствием нехватки дополнительных генов-модификаторов, стимулирующих деятельность основного гена Rf3. Также гены-модификаторы могут функционировать самостоятельно и, кроме Rf3, есть и другие Rf гены-восстановители фертильности.

Исследования Ј.В. Вескеtt показали, что источниками С-типа ЦМС являются бразильские сорта кукурузы Charrua [20]. ЦМС-С обладает стабильной мужской стерильностью и оказывает положительное влияние на урожай зерна [18, 21]. Согласно трудам Вахрушева Э.И. (1979) и других иностранных авторов высшие растения с С-цитоплазмой не подвержены Helminthosporium maidis, обладают способностью полного восстановления фертильности благодаря восстановительной функции, осуществляющейся в спорофитной стадии, в отличие от М-типа [1]. Таким образом, гетерозиготные растения производят 100% жизнеспособную пыльцу.

Дальнейшие изучения М.Т. Франковской, В.А. Гонтаровского и А.Г. Горбачевой показали, что контроль восстановления фертильности ЦМС С-типа проводится с помощью трех комплементарных генов-восстановителей Rf4, Rf5 и Rf6, локализованных на хромосомах 8, 5 и 9 соответственно [1].

Позже В.А. Гонтаровский определил, что восстановление фертильности ЦМС С-типа может осуществляться не тремя генами, но достаточно и двух генов-восстановителей — Rf4 и Rf5 или Rf4 и Rf6. Только в этом случае внешние условия и гомозиготное/гетерозиготное состояние являются определяющими факторами для полного восстановления фертильности [19].

Из научных исследований иностранных ученых следует, что Rf4 является основным фактором транскрипции спираль-петля-спираль [22]. Несмотря на эксперименты по клонированию и генетической комплементации, свидетельствующие о том, GRMZM2G021276 является геном-кандидатом для восстановления фертильности CMS-C [22], механизм, с помощью которого транскрипционный фактор, нацеленный на ядро, может преодолеть вредные эффекты митохондриального дефекта, остается до конца не изученным. С другой стороны, в качестве линии-восстановителя, содержащей Rf4, инбредная линия A619 широко использовалась в исследованиях восстановления фертильности CMS-С [23, 22]. Тем не менее количество генов-реставраторов в А619 и их локусы остаются спорными. Некоторые исследования показали, что Rf4 является единственным геномвосстановителем в A619 и находится на хромосоме 8 [23, 22]. Более того, Р.Н. Sisco не только сопоставил ген-восстановитель Rf4 с хромосомой 8, но и заключил, что в хромосоме 3 в A619 был один дублированный ген Rf4 на хромосоме 3. Вышеуказанные результаты исследований намекают на то, что A619 спасает мужское бесплодие от CMS-C с помощью очень сложных механизмов [24].

ЦИТОПЛАЗМАТИЧЕСКАЯ МУЖСКАЯ СТЕРИЛЬНОСТЬ. ГЕНЫ-ВОССТАНОВИТЕЛИ У КУКУРУЗЫ

В своём исследовании Yongming et al., используя генетический анализ и молекулярные маркеры, доказал, что инбредная линия A619 обладает двумя генами-восстановителями фертильности, Rf4 и новым геном-восстановителем Rf * -A619. Также в сочетании с более ранними исследованиями обнаружил, что на функцию Rf * -A619 могут влиять генетические фоны линий CMS-C. Эти результаты не только облегчают картирование нового генавосстановителя, но также способствуют пониманию механизма, лежащего в основе восстановления фертильности CMS-C [24].

Однако одним из существенных недостатков С-типа ЦМС, описанных в научных трудах Э.И. Вахрушева и др. (1984), Kheyr-Pour A. et al. (1981), V.E. Gracen (1982), В.С. Сотченко и др. (2012), А.Г. Горбачева (2012), является позднее растрескивание пыльников, обусловленное беспорядочным выбросом пыльников с фертильной пыльцой [1, 2, 25].

После изучения этого явления A. Kheyr-Pour et al. предположили, что оно присуще только стерильным генотипам и, возможно, зависит от количественно наследуемых факторов, функционирующих в отсутствие основного гена Rf4 [1].

Так, многочисленные исследования показывают, что механизмы восстановления фертильности при ЦМС С-типа являются очень сложными и до конца не изученными.

Следовательно, на наш взгляд, вести семеноводство гибридов кукурузы предпочтительнее всего на основе ЦМС М-типа. Это связано с тем, что практическое использование ЦМС-систем при селекции и семеноводстве гибридов кукурузы дает преимущества при создании высококачественных гибридов, позволяет перевести на стерильную основу материнские формы гибрида — создание стерильных аналогов, обеспечивает передачу восстанавливающей способности линиям или другим формам, использующимся в качестве отцовских, — создание аналогов и восстановителей фертильности, способствует реализации явления гетерозиса в полной мере при селекции и семеноводстве гибридов кукурузы, позволяет получать высококачественные гибридные семена без затрат ручного труда на участках гибридизации.

ЛИТЕРАТУРА

- 1. *Горбачева А.Г.* Открытие и генетическая идентификация типов ЦМС у кукурузы // Селекция и семеноводство. Кукуруза и сорго. Пятигорск. 2019. № 2. С. 22-34.
- 2. Сотченко В.С., соавт.: Шиндин А.П. и др. Кукуруза. Современная технология возделывания. 2-е изд., доп. М.: НПО «РосАгроХим», 2012. 148 с.
- 3. Hu J., Huang W., Qi H., Qin X., Yu C., Wang L., Li S., Zhu R., Zhu Y. Mito-chondria and cytoplasmic male sterility in plants. // Mitochondrion 19:282–288 2014.
- 4. Bohra A., Jha U.C., Adhimoolam P., Bisht D., Singh N.P. Cytoplasmic male sterility (CMS) in hybrid breeding in field crops // Plant Cell Reports 35:967–993, 2016.
- 5. *Крупнов В.А.* Генная и цитоплазматическая мужская стерильность. М.: Колос, 1973. 279 с.
- 6. *Хаджинов М.И*. Цитоплазматическая мужская стерильность кукурузы и использование её в селекции и семеноводстве: цитоплазматическая мужская стерильность в селекции и семеноводстве кукурузы. Киев, 1962. 215 с.
 - 7. Duvick D.N. Cytoplasmic pollen sterility in corn // Adv. Genetics. 1965. № 13. P. 1-56.
- 8. *Edwardson J.R.* The restoration of fertility to cytoplasmic male-sterile corn // Agron. J. 1955. Vol. 47. № 5. P. 475-461.
- 9. *Jones D.F.* The interrelation of plasmogenes and chromogenes in pollen production in maize // Genetics. 1950. Vol. 35. \mathbb{N}_{2} 5.
- 10. Rogers J.S. Breeding for pollen restores. Proc. NinethAn-nualhybridcorn industry Researchconf., 1954. 9 c.

- 11. *Blickenstaff J., Thompson D.J., Harvey P.H.* Inheritance and linkage of pollen fertility restoration in cytoplasmic male sterile crosses of corn // Agron. J. 1958. Vol. 50. № 8. Pp. 430-434.
- 12. *Duvick D.N.*, *Snyder R.J.*, *Anderson E.G.* The chromosomal location of Rf1 a restorer gene for cytoplasmic pollen sterile maize // Genetics. 1961. Vol. 46. № 10. Pp. 1245-1252.
- 13. *Snyder R.J.*, *Duvick D.N*. Chromosomal location of Rf2 a restorer gene for cytoplasmic pollen sterile maize // Grop Sci. 1969. Vol. 9. № 2. Pp. 156-157.
- 14. *Beckett J.B.* Inheritance of partial male fertility in maize in the presence of Texas sterile cytoplasm // Crop Sci. 1966. № 6. Pp. 183-184.
- 15. *Duvick D.N.* Potential usefulness of new cytoplasmic male steriles and sterility systems / The 27 Ann. Cornand Sorghum Research Corn. Proc. Washington, 1972. Pp. 197-201.
- 16. *Nagy E., CabuIea I., Has I.* The role of genotype in zea x Fusariumpathosystem // Cer. Res. Com., Proc. of the European Fusarium, Seminar, Szeged // Hungary. 1997. Vol. 25. № 3/2. Pp. 789-790.
- 17. Laughnan J.R., Gabay S.J. Nuclear and cytoplasmic mutations ons to fertility in S male sterile maize // In: Maize Breeding and Genetics. New York, 1978. P. 427-446.
- 18. Weider C., Stamp P., Christov N., Husken A., Foueillassar X., Camp K., Munsch M. Stability of cytoplasmic male sterility in maize under different environmental conditions. // Crop Science 49:77–84, 2009.
- 19. Гонтаровский В.А. Генетические основы использования цитоплазматической мужской стерильности в селекции гибридной кукурузы: автореф. дисс. ... док-ра биол. наук. Харьков, 1986. 47 с.
- 20. *Beckett J.B.* Classification of male sterile cytoplasms in maize (Zea mays L.) // Crop Sci. 1971. № 11. Pp. 724-726.
- 21. Stevanovic M., Camdzija Z., Pavlov J., Markovic K., Vancetovic J., Drinic S.M., Filipovic M. The application of protein markers in conversion of maize inbred lines to the cytoplasmic male sterility basis // Genetika 48:691–698, 2016.
- 22. Ren R., Nagel B.A., Kumpatla S.P., Zheng P., Cutter G., Greene T.W., Thompson S.A. Maize cytoplasmic male sterility (cms) c-type restorer rf4 gene, molecular markers and their use // 2012. US Patent 20120090047, April 12. United States Patent and Trademark Office // United States. Available at https://www.google.com/patents, US20120090047.
- 23. *Tang J.H.*, *Liu Z.H.*, *Chen W.C.*, *Hu Y.M.*, *Ji H.Q.*, *Ji L.Y.* The SSR markers of the main restorer genes for CMS-C cytoplasmic male sterility in maize // Scientia Agricultura Sinica. 2001, 34:592–596.
- 24. *Yongming et al.* A preliminary identification of Rf*-A619, a novel restorer gene for CMS-C in maize (Zea mays L.) // PeerJ 4:e2719 2016.
- 25. Горбачева А.Г. Использование С типа ЦМС в селекционно-семеноводческих программах // Селекция. Семеноводство. Технология возделывания кукурузы. Материалы научно-практической конференции, посвященной 25-летию ГНУ ВНИИ кукурузы. Пятигорск. 2012. С. 157-169.

REFERENCES

- 1. Gorbacheva A.G. *Otkrytiye i geneticheskaya identifikatsiya tipov TSMS u kukuruzy* [Discovery and genetic identification of CMS types in corn] // *Selektsiya i semenovodstvo* [Selection and seed production]. Corn and sorghum. Pyatigorsk, 2019. № 2. P. 22-34.
- 2. Sotchenko V.S., co-author: Shindin A. P. et al. *Kukuruza. Sovremennaya tekhnologiya vozdelyvaniya* [Maize. Modern technology of cultivation]. 2nd ed., add. M.: NPO "Rosagrohim", 2012. 148 p.

ЦИТОПЛАЗМАТИЧЕСКАЯ МУЖСКАЯ СТЕРИЛЬНОСТЬ. ГЕНЫ-ВОССТАНОВИТЕЛИ У КУКУРУЗЫ

- 3. Hu J., Huang W., Qi H., Qin X., Yu C., Wang L., Li S., Zhu R., Zhu Y. Mito-chondria and cytoplasmic male sterility in plants // Mitochondrion 19:282–288 2014.
- 4. Bohra A., Jha U.C., Adhimoolam P., Bisht D., Singh N.P. Cytoplasmic male sterility (CMS) in hybrid breeding in field crops // Plant Cell Reports 35:967-993, 2016.
- 5. Krupnov V.A. *Gennaya i tsitoplazmaticheskaya muzhskaya steril'nost'* [Gene and cytoplasmic male sterility]. M.: Kolos, 1973. 279 p.
- 6. Khadzhinov M.I. *Tsitoplazmaticheskaya muzhskaya steril'nost' kukuruzy i ispol'zovaniye yeyo v selektsii i semenovodstve: tsitoplazmaticheskaya muzhskaya steril'nost' v selektsii i semenovodstve kukuruzy* [Cytoplasmic male sterility of corn and its use in selection and seed production: cytoplasmic male sterility in selection and seed production of corn]. Kiev, 1962. 215 p.
 - 7. Duvick D.N. Cytoplasmic pollen sterility in corn // Adv. Genetics. 1965. No. 13. Pp. 1-56.
- 8. Edwardson J.R. The restoration of fertility to cytoplasmic male-sterile corn // Agron. J. 1955. Vol .47. No. 5. Pp. 475-461.
- 9. Jones D.F. The correlation of plasmogenes and chromogenes in pollen production in maize // Genetics. 1950. Vol. 35. No. 5.
- 10. Rogers J.S. Breeding for pollen restores. Proc. Ninth Annual hybrid corn industry Research conf., 1954. 9 p.
- 11. Blickenstaff J., Thompson D.J., Harvey P.H. Inheritance and linkage of pollen fertility restoration in cytoplasmic male sterile crosses of corn // Agron. J. 1958. Vol. 50. No. 8. Pp. 430-434.
- 12. Duvick D.N., Snyder R.J., Anderson E.G. The chromosomal location of Rf1 a restorer gene for cytoplasmic pollen sterile maize // Genetics. 1961. Vol. 46. No. 10. Pp. 1245-1252.
- 13. Snyder R.J., Duvick D.N. Chromosomal location of Rf2 a restorer gene for cytoplasmic pollen sterile maize // Grop Sci. 1969. Vol. 9. No. 2. Pp. 156-157.
- 14. Beckett J.B. Inheritance of partial male fertility in maize in the presence of Texas sterile cytoplasm // Crop Sci. 1966. No. 6. Pp. 183-184.
- 15. Duvick D.N. Potential usefulness of new cytoplasmic male steroids and sterility systems // The 27 Ann. Cornand Sorghum Research Corn. Proc. Washington, 1972. Pp. 197-201.
- 16. Nagy E., Cabulea I., Has I. The role of genotype in zea x Fusariumpathosystem // Cer. Res. Com., Proc.of the European Fusarium, Seminar, Szeged // Hungary. 1997. Vol. 25. № 3/2. Pp. 789-790.
- 17. Laughnan J.R., Gabay S.J. Nuclear and cytoplasmic mutations ons to fertility in S male sterile maize // In: Maize Breeding and Genetics. New York, 1978. P. 427-446.
- 18. Weider C., Stamp P., Christov N., Husken A., Foueillassar X., Camp K., Munsch M. Stability of cytoplasmic male sterility in maize under different environmental conditions // Crop Science. 2009. 49:77-84.
- 19. Gontarovsky V.A. *Geneticheskiye osnovy ispol'zovaniya tsitoplazmaticheskoy muzhskoy steril'nosti v selektsii gibridnoy kukuruzy: avtoref. diss. ... dok-ra biol. nauk* [Genetic bases of using cytoplasmic male sterility in hybrid corn breeding: autoref. Diss. Dr. Biol. Sciences]. Kharkov, 1986. 47 p.
- 20. Beckett J.B. Classification of male sterile cytoplasms in maize (Zea mays L.) // Crop Sci. 1971. No. 11. Pp. 724-726.
- 21. Stevanovic M., Camdzija Z., Pavlov J., Markovic K., Vancetovic J., Drinic S.M., Filipovic M. The application of protein markers in conversion of maize inbred lines to the cytoplasmic male sterility basis // Genetika. 2016. 48:691-698.
- 22. Ren R., Nagel B.A., Kumpatla S.P., Zheng P., Cutter G., Greene T.W., Thompson S.A. Maize cytoplasmic male sterility (cms) c-type restorer rf4 gene, molecular markers and their use.

- // 2012. US Patent 20120090047, April 12. United States Patent and Trademark Office // United States. Available at https://www.google.com/patents, US20120090047.
- 23. Tang J.H., Liu Z.H., Chen W.C., Hu Y.M., Ji H.Q., Ji L.Y. The SSR markers of the main restorer genes for CMS-C cytoplasmic male sterility in maize // Scientia Agricultura Sinica. 2001. 34:592–596.
- 24. Yongming et al. A preliminary identification of Rf*-A619, a novel restorer gene for CMS-C in maize (Zea mays L.) // PeerJ 4:e2719 2016.
- 25. Gorbacheva A.G. *Ispol'zovaniye S tipa TSMS v selektsionno-semenovodcheskikh pro-grammakh* [Use of C type CMS in selection and seed programs] // *Selektsiya. Semenovodstvo. Tekhnologiya vozdelyvaniya kukuruzy. Materialy nauchno-prakticheskoy konferentsii, posvyash-chennoy 25-letiyu GNU VNII kukuruzy* [Selection. Seed production. Corn cultivation technology. Materials of the scientific and practical conference dedicated to the 25th anniversary of the Scientific Research Institute of Corn]. Pyatigorsk. 2012. Pp. 157-169.

CYTOPLASMIC MALE STERILITY. RESTORING GENES IN CORN

K.R. KANUKOVA¹, Z.I. BOGOTOVA^{1,2}, I.Kh. GAZAEV¹, S.P. APPAEV¹

¹FSBSI " Federal scientific center
"Kabardino-Balkar scientific center of the Russian academy of sciences"
360002, KBR, Nalchik, 2 Balkarova st.

E-mail: kbncran@mail.ru

² Kabardino-Balkarian State University n.a. H.M. Berbekov
360000, KBR, Nalchik, street Chernishevskaya, 173

E-mail: yka@kbsu.ru

Cytoplasmic male infertility (sterility) is common in higher plants and is characterized by maternal inheritance, pollen infertility, and normal development of the pistil.

CMS is widely used for the production of hybrid corn seeds. However, the genetic mechanisms underlying the restoration of fertility, is very complicated.

This review is devoted to the study and practical application of the sign of cytoplasmic male sterility in the selection and seed production of hybrid corn seeds. Scientific materials and research on the history of the discovery and origin of the phenomenon of CMS in higher plants are summarized. The mechanisms of restoring the fertility of CMS types T, M and S are described. The susceptibility of maize hybrids to southern helminthosporiosis depending on the type of CMS is shown. The expediency of application and practical significance of the CMS system in breeding and seed production in maize is indicated. Valuable genomic resources are presented for understanding the molecular mechanism underlying the restoration of fertility of CMS types.

Keywords: cytoplasmic male sterility, types of CMS, genes that restore fertility, sterility, hybrids, maize.

Работа поступила 10.08.2020 г.

Сведения об авторах:

Канукова Кристина Руслановна, к.с.-х.н., н.с. лаборатории молекулярной селекции и биотехнологии Кабардино-Балкарского научного центра РАН.

360002, КБР, г. Нальчик, ул. Балкарова, 2

Тел. 8-928-712-97-07. E-mail: kkp88@mail.ru

ЦИТОПЛАЗМАТИЧЕСКАЯ МУЖСКАЯ СТЕРИЛЬНОСТЬ. ГЕНЫ-ВОССТАНОВИТЕЛИ У КУКУРУЗЫ

Боготова Залина Ихсановна, к.б.н., зав. лабораторией молекулярной селекции и биотехнологии Кабардино-Балкарского научного центра РАН, доцент кафедры молекулярной селекции и биотехнологии КБГУ, заведующая МБЦ КБГУ.

360004, КБР, г. Нальчик, ул. Чернышевского, 173.

Тел. 8-903-495-88-66.

E-mail: zalina_bogotova@mail.ru

Газаев Исмаил Хизирович, к.б.н, с.н.с. лаборатории молекулярной селекции и биотехнологии Кабардино-Балкарского научного центра РАН.

360002, КБР, г. Нальчик, ул. Балкарова, 2.

Тел. 8-938-692-90-46.

E-mail: is.gazaev@yandex.ru

Аппаев Сафар Пахауович, к.с.-х.н., зав. лабораторией селекции и семеноводства раннеспелой кукурузы Кабардино-Балкарского научного центра РАН.

360002, КБР, г. Нальчик, ул. Балкарова, 2

Тел. 8-928-709-07-36

E-mail: appaev-safar@mail.ru

Information about the authors:

Kanukova Kristina Ruslanovna, Candidate of Agricultural Sciences, researcher, Laboratory of Molecular Selection and Biotechnology, Federal State Budgetary Scientific Institution FSC KBSC RAS.

360002, KBR, Nalchik, st. Balkarova, 2.

Ph. 8-928-712-97-07. E-mail: kkp88@mail.ru

Bogotova Zalina Ikhsanovna, Candidate of Biological Sciences, Head of the Laboratory of Molecular Selection and Biotechnology of KBSC RAS, Associate Professor of the Department of Molecular Selection and Biotechnology of KBSU, Head of IBC of KBSU

360000, KBR, Nalchik, Chernishevsky street, 173.

Ph. 8-903-495-88-66.

E-mail: zalina bogotova@mail.ru

Gazaev Ismail Khizirovich, Candidate of Biological Sciences, senior researcher, Laboratory of Molecular Selection and Biotechnology, Federal State Budgetary Scientific Institution FSC KBSC RAS.

360002, KBR, Nalchik, Balkarova street, 2.

Ph. 8-938-692-90-46.

E-mail: is.gazaev@yandex.ru

Appaev Safar Pakhauovich, Candidate of Agricultural Sciences, Head of the Laboratory of selection and seed production of early maturing maize of KBSC RAS.

360002, KBR, Nalchik, Balkarova street, 2.

Ph. 8-928-709-07-36.

E-mail: appaev-safar@mail.ru